ISSN 0373-580 X
Bol. Soc. Argent. Bot. 44 (1-2): 33 - 41. 2009

Estudios morfo - anatómicos en nectarios florales y extraflorales de *Triumfetta rhomboidea* (Malvaceae, Grewioideae)

ELSA LATTAR[1,2], STELLA MARIS SOLÍS[1,2], MARÍA M. AVANZA[3] y MARÍA SILVIA FERRUCCI[1,3]

Summary: Morpho-anatomical studies of the floral and extrafloral nectaries of *Triumfetta rhomboidea* (Malvaceae, Grewioideae). The morpho-anatomy of the floral and extrafloral trichomatic nectaries of *Triumfetta rhomboidea* Jacq. was studied by light and scanning electron microscope. Five nectariferous glands are located on the androgynophore, whereas extrafloral nectaries are on the margins at the base of the leaf and on the margins of the bract. The differences observed between them are the size and shape of the epidermal basal cells, the number of the foot and the head cells of the glandular trichomes, the idioblasts of the secretor parenchyma and the vascular tissue which innervates the nectaries. The analysis of variance showed significant differences among floral and extrafloral nectaries in the following variables: head length and diameter, foot length and width, and periclinal wall of basal cell. These results were congruent with the principal component analysis (PCA). On the head length and periclinal wall of basal cell the three types of nectaries can be distinguished, whereas head diameter, foot length and width only diferenciated floral to extrafloral nectaries. The results of this paper are discussed in relation to previous information about the genus.

Key words: *Triumfetta rhomboidea*, floral nectary, extrafloral nectaries, secretory trichomes, principal component analysis (PCA).

Resumen: La morfo-anatomía de los nectarios florales y extraflorales tricomáticos de *Triumfetta rhomboidea* Jacq. se estudió con microscopio óptico y microscopio electrónico de barrido. Las cinco glándulas nectaríferas florales, están localizadas en el androginóforo, mientras que los nectarios extraflorales se hallan en los márgenes de la base de la lámina en la hoja y en los márgenes de la bráctea. Las diferencias observadas entre ellos están dadas por el tamaño y la forma de las células epidérmicas basales, el número de las células del pie y de la cabezuela de los tricomas glandulares, los idioblastos del parénquima secretor y el tejido vascular que inerva los nectarios. El análisis de la varianza mostró diferencias significativas entre los nectarios florales y extraflorales en las siguientes variables: longitud y diámetro de la cabezuela, longitud y ancho del pie, pared periclinal de la célula epidérmica basal. Estos resultados fueron congruentes con el análisis de componentes principales (ACP). La longitud de cabezuela y la pared periclinal de la célula basal permitieron reconocer los tres tipos de nectarios, mientras el diámetro de cabezuela y la longitud y ancho de pie sólo diferenciaron los nectarios florales de los extraflorales. Los resultados de este trabajo se discuten en relación a información previa sobre el género.

Palabras clave: *Triumfetta rhomboidea*, nectario floral, nectario extrafloral, tricomas secretores, análisis de componentes principales (ACP).

Introducción

Malvaceae es una familia cosmopolita con 243 géneros y probablemente más de 4300 especies (Bayer & Kubitzki, 2003), en esta familia se han incluido recientemente cinco familias, entre ellas Tiliaceae. *Triumfetta* L. es uno de los cuatro géneros

[1] Instituto de Botánica del Nordeste (UNNE-CONICET), C.C. 209, 3400-Corrientes, Argentina.
E-mail: elsalattar@yahoo.com.ar

[2] Facultad de Ciencias Exactas, Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste.

[3] Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional del Nordeste.

presentes en el Cono Sur de América Meridional, ahora incluido en la subfamilia Grewioideae Dippel. Vogel (2000) señala que uno de los caracteres significativos de Malvaceae *s. l.*, es la presencia de nectarios tricomáticos, un tipo ausente en las familias cercanas a las Malvales centrales (Bombacaceae, Malvaceae, Sterculiaceae y Tiliaceae).

Los nectarios son estructuras glandulares o tejidos especializados que secretan néctar, solución compuesta por monosacáridos, aminoácidos, proteínas y otros compuestos (Fahn, 1979a, b, 1988; Elías, 1983; Bernardello, 2007). Caspary (1848), fue el primero en proponer una clasificación de nectarios basada en su topografía, reconoció nectarios florales localizados en las flores y nectarios extraflorales sobre órganos vegetativos, criterio que aún predomina en los trabajos publicados sobre el tema. Por otra parte, Delpino (1868-1875), sobre la base de la funcionalidad del nectario consideró nectarios nupciales, relacionados con el proceso de polinización y nectarios extranupciales no relacionados con dicho proceso.

Los nectarios extraflorales difieren de los nectarios florales en posición y función; éstos pueden situarse en cualquier estructura vegetativa, pero más frecuentemente se localizan en la mitad superior del pecíolo o cerca de la base de las hojas. También pueden estar asociados a inflorescencias, flores o brácteas como ocurre en Bignoniaceae y Malvaceae (Elías, 1983).

Zimmermann (1932) sobre la base de características anatómicas reconoció nectarios estructurados y no estructurados. Con respecto a la vascularización, los nectarios pueden estar inervados sólo por trazas de floema, por trazas de floema y xilema, o con predominio de xilema (Frey-Wyssling, 1955), o bien no estar vascularizados.

Entre los antecedentes de estudios morfo-anatómicos de nectarios florales y extraflorales para el género *Triumfetta* L. podemos citar los trabajos de Leitão *et al*. (2002, 2005). Estos autores estudiaron la morfología, anatomía y ontogenia de los nectarios floral, foliar y bracteal en *Triumfetta semitriloba* Jacq. Collevatti *et al*. (1998) señalan para la especie antes mencionada que, aunque las flores poseen cinco glándulas nectaríferas localizadas sobre el androginóforo, el polen es la principal fuente de recompensa para los insectos que la visitan. Sobrinho *et al*. (2002), destacan que en *T. semitriloba* los nectarios extraflorales son visitados por hormigas. La función principal de los nectarios extraflorales es la de atraer insectos que protegen a la planta de la herbivoría, estos nectarios que sirven de defensa establecen un mutualismo entre la planta y el insecto predador, generalmente los mutualistas son las hormigas (Bentley, 1976; Stephenson, 1982).

El objetivo del presente trabajo es interpretar y comparar la morfo-anatomía de los nectarios florales y extraflorales de *T. rhomboidea*. Estos resultados contribuirán a la caracterización morfológica de la especie.

Materiales y Métodos

Los materiales analizados en este trabajo, proceden de Bolivia y Brasil, los ejemplares testigo se encuentran depositados en el herbario del Instituto de Botánica del Nordeste (CTES).

Material examinado: BOLIVIA. Santa Cruz: Prov. Chiquitos, 3 Km S de Roboré, 18º 18'52" S, 59º47'02" W, 337 m s.m., 7.IV.2006, *Ferrucci et al. 2591* (CTES, SI).

BRASIL. Minas Gerais: Grão-Mogol, estrada a Cristália, a 3 km de Grão-Mogol, Mun. Grão-Mogol, arbusto muy ramificado, flores amarillas, frutos inmaduros rojizos, 23.II.2008, *Urdampilleta, Ferrucci & Las Peñas 418* (CTES).

Se utilizó material fijado en FAA (formol- alcohol 70 %- ácido acético) (Johansen, 1940). Para el estudio anatómico se realizaron preparados permanentes. La deshidratación del material se llevó a cabo en una serie de deshidratantes histológicos y aclarantes-preimpregnantes de Biopur ® (González & Cristóbal, 1997). La impregnación en parafina se hizo siguiendo la técnica de Johansen (1940), posteriormente el material se colocó en una mezcla de partes iguales de alcohol butírico terciario y aceite de parafina en estufa a 60º por 10 hs, seguido de dos cambios en parafina entre 10 y 12 hs cada uno. La inclusión se realizó en Histoplast. Para la obtención de los cortes histológicos longitudinales y transversales seriados, con espesor de 12-15 µm, se utilizó un micrótomo rotativo. La coloración se efectuó con Safranina- Astra-blue (Luque *et al*., 1996). Los preparados fueron montados en Bálsamo de Canadá.

Las observaciones, interpretaciones y fotografías se efectuaron con microscopio estereoscópico Leica MZ6 y con microscopio óptico Leica DM LB2.

Las fotomicrografías se obtuvieron con microscopio electrónico de barrido (MEB) Jeol 5800 LV a 10 kV. El material conservado fue sometido a una serie creciente de acetona y secado en punto crítico con $C0_2$. La metalización se llevó a cabo con oro-paladio.

Para la clasificación de los nectarios extraflorales se siguió el criterio de Zimmermann (1932) y para los tricomas secretores el criterio de Nepi (2007). Para la localización e importancia sistemática de los nectarios florales en eudicotiledóneas se utilizó la clasificación de Smets (1986).

El análisis de la vascularización se complementó con la medición de la longitud de los miembros de tubos cribosos, en cada uno de los distintos nectarios.

A partir de las muestras de corte transversal de los diferentes tipos de nectarios, se analizaron las siguientes variables: CL (longitud de la cabezuela), CD (diámetro de la cabezuela), PL (longitud del pie del tricoma), PA (ancho del pie del tricoma), BA (longitud de la pared anticlinal de la célula basal), BP (ancho de la pared periclinal de la célula basal). Se realizaron 40 mediciones de cada una de las variables en estudio.

Para evaluar las diferencias entre los tipos de nectarios (N. Floral, N. Foliar y N. Bracteal), se realizó un ANOVA y posterior prueba de Tukey (= 0.05) para cada una de las variables estudiadas. Se efectuó un análisis de componentes principales (ACP), para evaluar el aporte de cada variable a la caracterización de los diferentes tipos de nectarios según su variabilidad. Los análisis se realizaron con el software estadístico InfoStat (2004).

Resultados

Morfología floral

Las flores de *Triumfetta rhomboidea* son perfectas. Poseen cinco sépalos libres oblongos, con apéndice subapical breve, profundamente cuculados en el ápice y cinco pétalos libres, obovado-angostos, con pelos glandulares dispersos y pelos estrellados en la base. El androginóforo es breve, con 5 glándulas nectaríferas de contorno subrectangular (Fig. 1A-B). El urcéolo es 5-lobulado, ciliado. El androceo posee 10-15 estambres. El gineceo presenta ovario 3-4 locular, con lóculos uniovulados, estilo glabro y estigma bífido.

Morfología de los nectarios extraflorales, foliar (NEF) y bracteal (NEB)

Ambos tipos de nectarios presentan forma de copa, los NEF se hallan en los dientes basales del borde de la lámina, los mismos varían entre 4-6 por hoja; los NEB presentes en la inflorescencia, se ubican en la misma posición que los anteriores y oscilan entre 2-4 (5) nectarios por bráctea (Fig. 1C-G).

Anatomía del nectario floral (NF) (Fig. 2A-B)

Epidermis: Compuesta de tricomas glandulares multicelulares y multiseriados, en forma de clava, la cabezuela está formada por 3 a 6 células y el pie consta de 1 célula basal y 1-2 células del cuello (Fig. 2C). En corte transversal las células basales, subredondeadas o subrectangulares, poseen citoplasma denso y núcleo conspicuo; las células del cuello son incoloras, y las células de la cabezuela se tiñen uniformemente, en éstas con frecuencia se visualiza el núcleo. La cutícula es delgada (Fig. 2C).

Parénquima secretor: El parénquima subyacente se caracteriza por la presencia de células isodiamétricas, pequeñas y compactas, con citoplasma denso y núcleo conspicuo. Dispersos en el tejido se encuentran idioblastos tánicos, drusas y cavidades mucilaginíferas (Fig. 2D).

Vascularización: Trazas de floema de origen talámico llegan hasta el parénquima secretor. En corte longitudinal se observan los miembros de tubos cribosos que miden entre 19,2-38,4 µm de long. y células acompañantes con citoplasma denso (Fig. 2C).

Anatomía de los nectarios extraflorales (NE) (Figs. 2E; 2I).

Ambos nectarios presentan un reborde formado por células epidérmicas y subepidérmicas de contorno cuadrangular, las mismas presentan un núcleo inconspicuo y citoplasma denso con contenido granular.

Epidermis: Compuesta de tricomas glandulares multicelulares y multiseriados, en forma de clava localizados en una concavidad de la cara adaxial. Cada tricoma consta de una cabezuela con 7-14 células secretoras, las mismas presentan núcleo grande, citoplasma denso con contenido granular, bastante más denso que el de las células de la cabezuela de los NF (Figs. 2F; 2J). El cuello presenta 1-2 células rectangulares con contenido granuloso. El pie con una única célula basal de

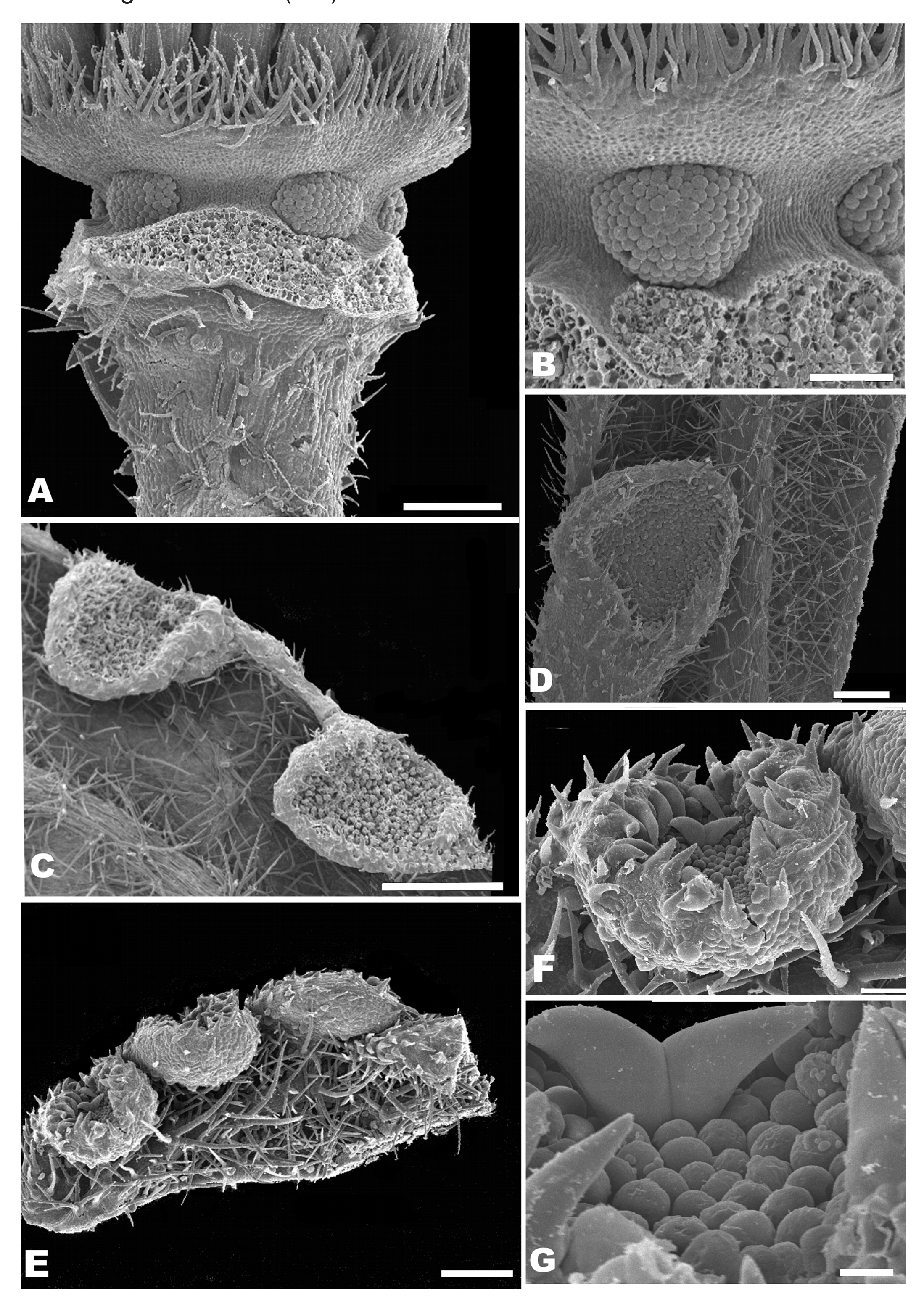


Fig. 1. Fotomicrografías de *Triumfetta rhomboidea*, MEB. **A:** flor desprovista de sépalos y pétalos, se observa el androginóforo con las glándulas nectaríferas y urcéolo ciliado. **B:** detalle de glándula nectarífera. **C:** nectarios foliares en el margen basal de la lámina. **D:** vista lateral del nectario foliar. **E:** nectarios bracteales en el margen de la semibráctea. **F:** detalle del nectario bracteal. **G**: detalle de los tricomas secretores del nectario bracteal. Escala: **A:** 200 μm; **B:** 100 μm; **C:** 20 μm; **E:** 200 μm; **F**: 50 μm**; G:** 15 μm.

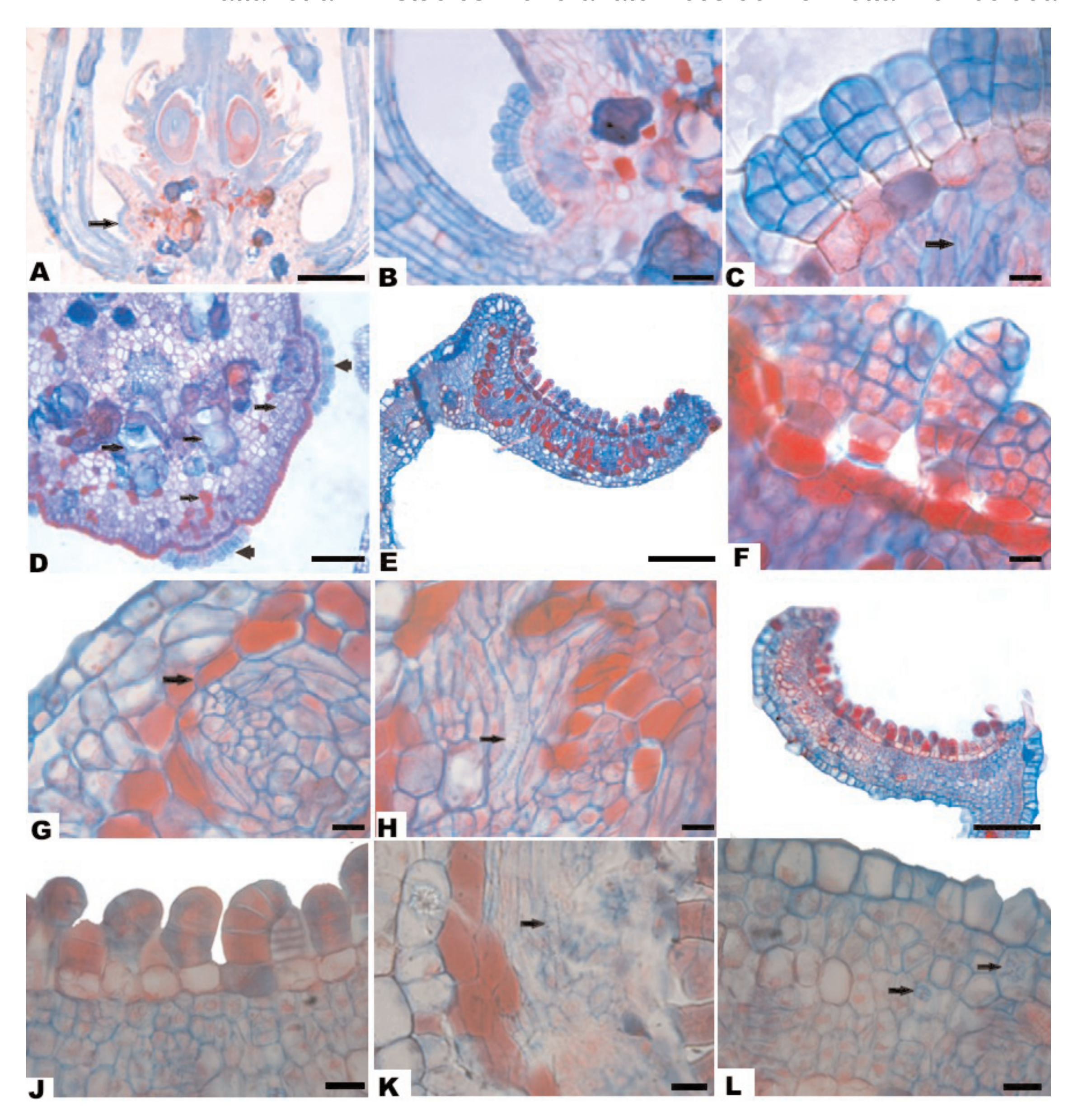


Fig. 2. Fotomicrografías de cortes histológicos de nectarios floral y extrafloral de *Triumfetta rhomboidea*. **A:** corte longitudinal de flor, se aprecia el nectario floral **(flecha)**. **B:** detalle del nectario floral. **C:** detalle de los tricomas glandulares, se observan las trazas de floema **(flecha)**. **D:** corte transversal parcial del androginóforo, se distinguen dos glándulas nectaríferas, idioblastos tánicos, drusas y cavidades mucilaginíferas **(flechas)**. **E:** nectario foliar en transcorte de hoja**. F:** detalle de los tricomas glandulares del nectario foliar. **G:** transcorte foliar mostrando un hacecillo vascular rodeado de una vaina parenquimática **(flecha)**. **H:** detalle de traqueidas con espesamientos helicoidales **(flecha)**. Nectario bracteal: **I:** corte transversal mostrando el nectario. **J:** detalle de los tricomas glandulares. **K:** detalle de la vascularización **(flecha)**. **L:** presencia de drusas en el parénquima nectarífero (**flechas**). Escala: **A**: 200 μm; **B:** 100 μm; **C:** 50 μm; **D:** 200 μm; **E:** 200 μm; **F:** 50 μm; **G:** 50 μm: **H:** 50 μm; **I:** 200 μm; **J:** 50 μm; **K:** 50 μm; **L:** 50 μm.

forma subrectangular o rectangular, con citoplasma denso, con compuestos tánicos que enmascaran el núcleo. La cutícula que recubre todo el tricoma es delgada.

Parénquima secretor: formado por 6 a 7 capas de células de contorno poligonal, con citoplasma granuloso y núcleo conspicuo. Los hacecillos vasculares se encuentran rodeados por una vaina de

células parenquimáticas de gran tamaño, con contenido tánico (Fig. 2G). Se observa la presencia de idioblastos con drusas dispersos en todo el tejido (Fig. 2L).

Vascularización: Las trazas de floema y xilema penetran al parénquima secretor finalizando antes de llegar a la epidermis (Fig. 2H). El xilema está formado por traqueidas con espesamientos helicoidales (Fig. 2K), y el floema con miembros de tubos cribosos que miden entre 19,2-48 µm de longitud.

Entre los escasos caracteres anatómicos que permiten diferenciar los NEF de los NEB, se mencionan la presencia de células del cuello en los tricomas de los NEF y la ausencia de estas células en los NEB (Fig. 2J). Otras diferencias encontradas entre ambos tipos de nectarios son la longitud de la cabezuela y ancho de la pared periclinal de la célula del pie.

En ambos nectarios se observan modificaciones con respecto a la lámina, el parénquima en empalizada es reemplazado por el parénquima secretor, mientras que el parénquima esponjoso presenta espacios intercelulares menores.

Resultados del análisis estadístico comparando los tres tipos de nectarios

Los análisis de varianza muestran que para las variables CL, CD, PL, PA y BP se encontraron diferencias significativas ($p<0.05$) entre los distintos tipos de nectarios. No se observaron diferencias significativas ($p>0.05$) entre los distintos tipos de nectarios respecto a la variable BA. El nectario bracteal presenta mayor longitud promedio de cabezuela (CL), seguido por los nectarios foliares y en menor medida los florales. Los nectarios foliares y bracteales presentaron mayores valores promedio de CD, PL y PA que los nectarios florales. El nectario foliar presenta el mayor valor promedio de BP, seguido por el nectario bracteal y luego el floral (Tabla 1).

En la Fig. 4, se observa que la primer componente (CP1) explicó el 90.5% de la variación y la segunda componente (CP2) el 9.5%, explicando con estas dos primeras componentes el 100% de la variabilidad total de las variables analizadas en los diferentes tipos de nectarios. Para la construcción de CP1 las variables CD, BP y PA reciben los autovectores (e1) positivos más altos, separando los tipos de nectarios por el diámetro de cabezuela (CD), pared periclinal de la célula basal (BP) y el ancho del pie del tricoma (PA). Para la construcción de CP2, la variable BA presentó el autovector positivo más alto, aunque su aporte a la diferenciación de los nectarios fue despreciable. Las variables CL y PL han realizado similar aporte en ambas componentes con autovectores positivos (CP1) y negativos (CP2) altos.

Los nectarios florales (N. Floral) poseen características morfo-anatómicas diferentes a los nectarios extraflorales (N. Foliar y N. Bracteal) los cuales presentan un comportamiento similar entre ellos (Fig. 4). Los nectarios florales registran menores valores en las variables analizadas, lo cual coincide con los resultados de la Tabla 1. Por otro lado, los nectarios foliares y bracteales son semejantes en la mayoría de sus características morfo-anatómicas, con excepción de CL y BP que difieren para ambos tipos de nectarios.

Tabla 1. Prueba de Tukey. Valores promedios de las variables CL (longitud de cabezuela), CD (diámetro de cabezuela), PL (longitud del pie), PA (ancho del pie), BA (pared anticlinal de las células epidérmicas basales) y BP (pared periclinal de las células epidérmicas basales) correspondientes a los nectarios floral, foliar y bracteal.

Nectarios	CL	CD	PL	PA	BA	BP
Floral	2.76 a	1.88 a	0.66 a	1.19 a	1.43 a	1.42 a
Foliar	4.36 b	2.89 b	1.10 b	1.74 b	1.49 a	2.64 c
Bracteal	5.13 c	2.94 b	1.33 b	1.89 b	1.54 a	2.33 b

Letras distintas indican diferencias significativas ($p<= 0.05$)

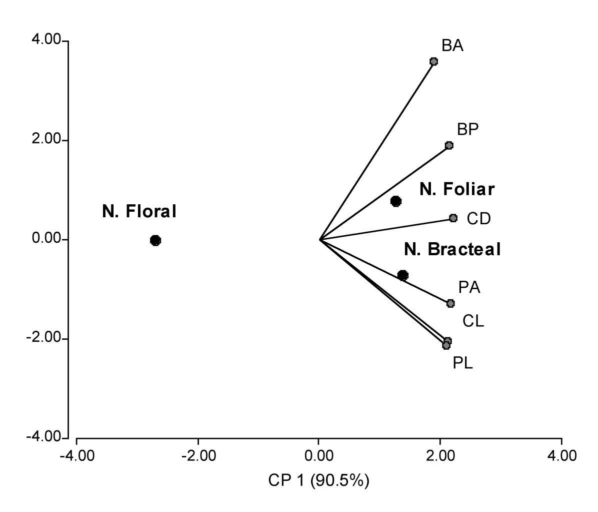


Fig. 4. Gráfico "biplot" obtenido con el ACP de los 3 tipos de nectarios y las 6 variables estudiadas.

Tanto en el ANOVA y posterior prueba de Tukey (Tabla 1) como en el ACP (Fig. 4), las variables CL y BP permitieron diferenciar los tres tipos de nectarios, mientras que las variables CD, PL y PA solo permitieron diferenciar nectarios florales de los extraflorales.

Discusión

Los nectarios pueden presentar diferente estructura, en algunos casos están constituidos por un parénquima secretor que secreta el néctar a espacios intercelulares y luego es eliminado a través de estomas no funcionales o nectarostomas (Fahn & Shimony, 2001). Otros nectarios secretan néctar vía una epidermis modificada con o sin tricomas secretores (Cristóbal & Arbo, 1971; Arbo, 1972; Nepi, 2007).

Los NF y NE de *Triumfetta rhomboidea* son de tipo especializado ya que están formados por una epidermis secretora constituida por tricomas glandulares tipo multicelular y capitado (Nepi, 2007); un parénquima subyacente especializado, inervado por trazas de floema, o por trazas de xilema y floema. De acuerdo con Nepi (2007), los nectarios de *T. rhomboidea* son de tipo estructurado, formados por tres componentes histológicos: epidermis, parénquima especializado y un sistema vascular. En los NF de las Malváceas, puede ocurrir excepcionalmente que el néctar sea secretado por células parenquimáticas dentro de espacios intercelulares y la secreción sea eliminada a través de estomas, como ha sido reportado para *Herrania* y *Theobroma* (Young *et al*., 1984).

De acuerdo con la clasificación propuesta por Smets (1986), para los NF en eudicotiledóneas, *T. rhomboidea* presenta nectarios persistentes.

Para los NE Zimmermann (1932), propuso una clasificación, sobre la base de la estructura y posición de los mismos, reconoció seis categorías. Los NE de *T. rhomboidea*, corresponden a la categoría hundidos (Grubbenektarien). Este tipo de nectario se encuentra en una depresión en el tejido de otro órgano, como ocurre en Malvaceae en los géneros *Gossypium* L., *Hibiscus* L. y *Grewia* L. (Elías, 1983).

Los resultados morfo-anatómicos aquí obtenidos permiten concluir que los NF y NE de *T. rhomboidea* poseen una epidermis secretora que consiste en tricomas glandulares formados por una cabezuela y un pie. Una diferencia notable es el número de células presentes en la cabezuela de los tricomas, que oscila entre 4 a 6 células en los NF, mientras que en los NE varía entre 7 a 14 células.

Leitão *et al*. (2005), al estudiar los NF y NE de *T. semitriloba*, especie afin a *T. rhomboidea,* concluyen que los nectarios son de tipo especializado ya que en los diferentes nectarios analizados se observa una epidermis con tricomas glandulares y se distingue un parénquima secretor inervado por xilema y floema. En relación a la vascularización del NF, se destaca que en *T. rhomboidea* está inervado sólo por trazas de floema, siendo ésta la principal diferencia entre ambas especies.

Con respecto a la vascularización y de acuerdo a Frey-Wyssling (1955), los nectarios presentes en *T. rhomboidea*, serían evolucionados porque poseen su propio tejido vascular, carácter que estaría relacionado con el tamaño del nectario. A los NF llegan trazas floemáticas de origen talámico, constituidas por miembros de tubos cribosos con células acompañantes. Los miembros de tubos cribosos son relativamente cortos, este carácter fue observado por Frey-Wyssling (1955) para los nectarios vascularizados. Los NE están inervados por trazas de xilema y floema en igual proporción.

Por otra parte, Leitão *et al*. (2005) señalan que los NF de *T. semitriloba* muestran igual proporción

de floema y xilema, al igual que los NEF, sin embargo observaron mayor proporción de floema que de xilema en los NEB. Los trabajos de Leitão *et al*. (2002, 2005) hacen referencia principalmente a los compuestos químicos presentes en las células de los NF y NE.

Entre las características histológicas que diferencian los nectarios de *T. rhomboidea,* se puede citar en los NE la presencia de una vaina parenquimática casi completa delimitando cada hacecillo vascular, las células de la vaina contienen compuestos tánicos.

Los análisis estadísticos permitieron diferenciar los tres tipos de nectarios según CL y BP que fueron las variables que presentaron mayor variabilidad entre los mismos. Las variables CD, PL y PA permitieron distinguir a los NF de los NE, debido a que su variabilidad es reducida entre NEF y NEB. Los resultados coinciden con Leitão *et al*. (2005) quienes encontraron diferencias significativas entre NF y NE en *T. semitriloba*, según la longitud y ancho de la cabezuela de los tricomas glandulares; pero no realizaron una comparación de medias posterior de las variables para obtener una mayor discriminación entre los tipos de nectarios.

Los caracteres morfo-anatómicos de los NF, serían de valor diagnóstico, ya que se han observado diferencias en la vascularización entre *T. rhomboidea* y *T. semitriloba*; ambas especies comparten una distribución similar, pero se diferencian por numerosos caracteres (Ferrucci & Lattar, 2006). La posibilidad de ampliar este tipo de estudios dentro de la familia, significaría un aporte para comprender las relaciones filogenéticas entre las especies de Malvaceae-Grewioideae.

Agradecimientos

Agradecemos a los revisores anónimos cuyas sugerencias enriquecieron el trabajo. A Walter Medina por el asesoramiento en la digitalización de las imágenes. Este trabajo ha sido subsidiado por la Agencia Nacional de Promoción Científica, Tecnológica y de Innovación (ANPCyT-UNNE, PICTO 00096) y por la Secretaría General de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional del Nordeste (PI 038/06).

Bibliografía

Arbo, M. M. 1972. Estructura y ontogenia de los nectarios foliares del género *Byttneria* (Sterculiaeae). *Darwiniana* 17: 104-158.

Bayer, C. & K. Kubitzki. 2003. Malvaceae. *In:* KUBITZKI, K. (ed.), *The families and genera of vascular plants*, 5: 225-311. Springer-Verlag, Germany.

Bentley, B. L. 1976. Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community: interhabitat diferences in the reduction of herbivore damage. *Ecology* 57: 815-820.

Bernardello, G. 2007. A systematic survey of floral nectaries. *In:* NICOLSON S. W., M. NEPI & E. PACINI (eds.), *Nectaries and nectar*, pp.19-128. Springer, Dordrecht.

Caspary, R. 1848. *De nectariis*. Bonn: Adolphum Marcum.

Collevatti, R. G., L. A. O. Campos & A. F. Silva. 1998. Pollination ecology of the tropical weed *Triumfetta semitriloba* Jacq. (Tiliaceae), in the south-eastern Brazil. *Rev. Bras. Biol*. 58: 383-392.

Cristóbal, C. L. & M. M. Arbo. 1971. Sobre las especies de *Ayenia* (Sterculiaceae) con nectarios foliares. *Darwiniana* 16: 603-612.

Delpino, F. 1868-1875. Ulteriori osservazione e considerazione sulla dicogamia nel regno vegetale. *Atti Della Societa Italiana di Scienze Naturali e dei Museo Civico di Storia et Naturale di Milano*, 11, 265-332; 21-141, 179-233; 13, 167-205; 16, 151-349; 17, 266-407.

Elias, T. S. 1983. Extrafloral nectaries: their structure and distribution. *In:* BENTLEY B. & T. ELÍAS (eds.), *The biology of nectarines,* pp. 174-203. Columbia University Press, New York.

Fahn, A. 1979 a. Secretory tissues in vascular plants. Academic Press, Nueva York.

Fahn, A. 1979 b. Ultrastructure of nectaries in relation to nectar secretion. *Amer. J. Bot*. 66: 977-985.

Fahn, A. 1988. Secretory tissues in vascular plants. *New Phytol*. 108: 229-257.

Fahn, A. & C. Shimony. 2001. Nectary structure and ultrastructure of unisexual flower of *Echallium elaterium* (L.) Rich. (Cucurbitaceae) and their presumptive pollinators. *Ann. Bot*. 87: 27-33.

Ferrucci, M. S. & E. C. Lattar. 2006. *Triumfetta rhomboidea* (Tiliaceae), nueva cita para la flora de Paraguay y del sur de Brasil. *Bonplandia* 15: 161-166.

Frey-Wyssling, A. 1955. The phloem supply to the nectaries. *Acta Bot. Neerl*. 4: 358-369.

González, A. M. & C. L. Cristóbal. 1997. Anatomía y ontogenia de semillas de *Helicteres Lhotzkyana* (*Sterculiaceae*). *Bonplandia* 9: 287-294.

InfoStat. 2004. *InfoStat, version 2004. Manual del Usuario*. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba. Primera Edición, Editorial Brujas Argentina.

Johansen, D. A. 1940. Plant Microtechnique. McGraw-Hill Book Co, New York.

Leitão, C. A. E., R. M. S. A. Meira, A. A. Azevedo & J. M. Araújo. 2002. Ontogenia dos nectários extraflorais de *Triumfetta semitriloba* (Tiliaceae). *Planta Daninha* 20: 343-351.

Leitão, C. A. E., R. M. S. A. Meira, A. A. Azevedo, J. M. Araújo, K. L. F. Silva & R.G. Collevatti. 2005. Anatomy of the floral, bract, and foliar nectaries of *Triumfetta semitriloba* (Tiliaceae). *Canad. J. Bot.* 83: 279-286.

Luque, R., H.C. Sousa & J. E. Kraus. 1996. Métodos de coloração de Roeser (1972) – modificado- E Kropp (1972), visando a substituição do Azul de Astra por Azul de Alcião 8GS ou 8GX. *Acta bot bras*. 10: 199-212.

Nepi, M. 2007. Nectary structure and ultrastructure. *In:* NICOLSON, S. W., M. NEPI & E., PACINI (eds.), *Nectaries and nectar,* pp.129-166. Dordrecht: Springer.

Smets, E. 1986. Localization and systematic importance of the floral nectaries in the *Magnoliatae* (Dicotyledons). *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg*. 56: 51-76.

Sobrinho, T. G., J. H. Schroereder, L. L. Rodrigues & R. G. Collevatti. 2002. Ant visitation (Hymenoptera: Formicidae) to extrafloral nectarines increases seed set and seed viability in the tropical weed *Triumfetta semitriloba*. *Sociobiology* 39: 353-368.

Stephenson, A. G. 1982. The role of the extrafloral nectaries of *Catalpa speciosa* in limiting herbivory and increasing fruit production. Ecology 63: 663-669.

Vogel, S. 2000. The floral nectaries of Malvaceae sensu lato – a conspectus. *Kurtziana* 28: 155-171.

Young, A. M., M. Schaller & M. Strand.1984. Floral nectaries and trichomes in relation to pollination in some species of *Theobroma* and *Herrania* (Sterculiaceae). *Amer. J. Bot*. 71: 466-480.

Zimmermann, J. G. 1932. Über die extrafloralen Nektarien der Angiospermen. *Beih. Bot. Centralbl*. 49: 99-196.

Recibido el 8 de octubre de 2008, aceptado el 16 de marzo de 2009.